第 40 卷 增刊 昆 虫 学 报 Vol. 40, Suppl.
1997 年 11 月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA Nov., 1997

棉铃虫飞翔肌的超微结构*

吴孔明 郭予元
(中国农业科学院植物保护研究所 北京 100094)

摘要 利用电子显微镜观测表明，棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 飞翔肌的肌原纤维由 400～800 根肌球蛋白丝组成，每根肌球蛋白由 6 根肌动蛋白丝环绕排列成六角形，肌节长度 2.0～3.5 μm. 线粒体占飞翔肌的体积达 42.38%～48.57%，微气管组织较为发达。初羽化棉铃虫肌原纤维和线粒体的发育基本完成，横管系统的发育相对较慢，羽化 3 日后趋于成熟，至 5 日龄占飞翔肌的体积达 3.31%～3.54%。表明棉铃虫具有适宜飞行的飞翔肌结构。采自渤海海面距海岸线 80 km 的迁飞蛾子飞翔肌基本结构和实验种群无明显的区别，但迁飞过程中的能量代谢导致线粒体内脊疏松而出现大量空洞。

关键词 棉铃虫，飞翔肌，超微结构

昆虫的飞翔活动是胸部飞翔肌在神经支配下收缩的结果。飞翔过程中还伴随着较高的代谢速率和能源消耗。前人已对小地老虎、粘虫等夜蛾类昆虫的飞翔肌进行了研究，并表明鳞翅目昆虫飞翔肌在结构和功能上具有较大的变异性[1~3]。飞翔肌的结构决定其潜在的功能，Carnevali 等根据飞翔肌的结构特点及翅振频率的差别将鳞翅目昆虫分为快速飞行、慢速飞行和过渡型 3 类[3]。

棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 是我国最重要的农业害虫之一，兼性迁飞是其在农业生态系统中占据重要生态位的生物学基础[4]。因此，明确棉铃虫迁飞机理对棉铃虫种群动态的预测预报和综合治理有着重要的意义。对棉铃虫飞行肌的超微结构尚缺乏研究，本文报道了与此有关的研究结果。

1 材料与方法

1.1 供试棉铃虫

1.1.1 实验室种群：采自河南省新乡县，在实验室利用人工饲料连续饲养 5 代。挑选蛹重 (290±10) mg 的个体，羽化后饲以 10%糖水。饲养温度 (26±1)℃，光照时间为L：D＝15 h：9 h，相对湿度为 70%～80%。

1.1.2 渤海海面捕获种群：于 1996 年 6 月下旬，在渤海海面航行的海轮上捕获。捕获点距海岸线 80 km。

* 国家攀登计划 85-31-02 项目
1996-11-29 收稿，1997-05-06 收修改稿

1.2 电镜观察

实验室种群以1、3、5、7、9和11d蛾子（从羽化之后算起）为材料，取间接飞翔肌（中胸背纵肌）在5℃下以5%戊二醛作前固定，1%锇酸后固定。前后固定之间用磷酸缓冲液（pH值7.3）清洗。锇酸固定后用梯度酒精脱水、丙酮清洗，环氧树脂包埋聚合。用瑞典产LKBNOVA型超薄切片机切片，厚度为300～500Å。醋酸铀和醋酸铅染色，日产HITACHI-500型电子透射显微镜观察。线粒体、肌原纤维、横管系统在飞行肌中（不包括细胞核等其它组织）所占体积的测定方法见Cotton等的论文（1990）[5]。

2 结果分析

2.1 棉铃虫飞翔肌的基本结构

棉铃虫的飞翔肌由许多方柱形肌纤维组成，外面包裹一层肌膜，细胞核位于肌纤维侧面，肌原纤维包埋于线粒体之间，肌膜内陷形成横管，微气管及神经轴突伸入肌膜内（图版Ⅰ，图版Ⅱ）。

表1 棉铃虫蛾飞翔肌发育过程中各组织的比例

蛾龄 (d)	性别	线粒体 (%)	肌原纤维 (%)	横管 (%)
1	♂	42.38	57.15	0.48
	♀	48.57	51.05	0.38
3	♂	56.67	42.99	0.36
	♀	54.29	45.21	0.50
5	♂	46.07	55.60	3.54
	♀	40.86	50.61	3.31
7	♂	43.21	54.50	2.29
	♀	48.00	49.50	2.40
9	♂	46.29	50.69	3.02
	♀	52.86	43.93	3.21
11	♂	49.42	49.38	1.19
	♀	48.86	50.54	0.60

肌原纤维横切面多呈椭圆形或多角形，长1～2.5 μm，宽0.3～1.0 μm，1～11日龄无明显差别，但肌节长度随蛾龄变化较为明显。初羽化时雌、雄虫的肌节长度分别为2.03和2.3 μm，至7日龄分别达到3.22 μm和3.06 μm，9日龄后开始缩短，至11日龄雌、雄蛾的肌节长度分别降为2.88 μm和2.15 μm。从肌肉的纵切面可以看出，棉铃虫飞行肌端膜明显，宽约0.1～0.2 μm，中隔在初羽化时较为模糊，3日后渐清晰。明、暗带较易区别，二者长度比值约为1∶4.5左右。肌原纤维具有肌球蛋白（粗肌丝）400～800根。粗细肌丝排列整齐，每根粗丝由6根肌动蛋白丝（细丝）环绕排列成六角形。每根细丝位于粗丝间1/2处，使粗丝和细丝的比值为1∶3（图版Ⅰ∶1）。

肌纤维内的线粒体切面呈椭圆形，长约0.5～3.0 μm，宽0.2～2.0 μm，个体大小差别极大（图版Ⅰ∶2）。从表1可以看出，线粒体所占肌纤维的体积约40.86%～56.67%，雌雄之间不同日龄阶段差别不大。但初羽化时的线粒体内脊致密，随着虫龄的增长，逐渐变得疏松，至9日龄开始出现空洞，到11日龄多数线粒体体膜破裂、瓦解呈崩溃状。

棉铃虫蛾飞翔肌的横管系统相当发达，排列也很规则。从纵切面来看，每个肌节具有2根横管，分别位于肌节的1/4和3/4处，或线粒体的交界处，并与肌质网连结成二位体或三位体（图版Ⅰ∶3）。值得注意的是不同蛾龄间横管发育状况差别明显，从1日龄蛾至11日龄蛾基本反映了横管的形成、发育及退化的过程。1日龄雌、雄虫横管系统

所占肌肉的体积分别是0.38%和0.48%。至5日龄则上升到3.31%和3.54%。到11日龄随着线粒体的破坏，许多横管消失，所占体积雌、雄分别降到0.60%和1.19%。横管发育状况和肌肉氧气供应有着密切的联系，和横管相连的肌质网据认为不仅与蛋白质合成有关，而且还具有通过Ca^{++}的转移，调节肌肉收缩和松驰的功能。对棉铃虫的吊飞已表明，1～2日龄成虫的飞翔能力较弱，故此可以推断，这种现象的产生可能和横管的发育尚不成熟有关。

在飞翔肌的纵切面及横切面上经常可见到微气管伸入纤维内，线粒体间和肌纤维间(图版Ⅱ：2,)。其可作纵向分布亦可作横向分布。细胞核分别位于肌膜内侧，呈长椭园形，纵切面长4.0 μm，宽1.0 μm左右（图版Ⅱ：1)。肌质网多分布于横管周围及肌膜内侧 。

2.2　迁飞棉铃虫蛾的飞翔肌结构

1996年6月下旬在渤海海面距海岸80 km的客轮上发现大批棉铃虫北迁，对捕获雌蛾生殖系统的解剖表明卵巢发育多为2级以下，皆未交配，故推断蛾龄不超过3 d。对飞翔肌的切片观察表明，迁飞蛾子飞行肌的基本结构和实验室种群无明显的差别，只是线粒体的内脊变的较为疏松，且线粒体膜部分破损，导致肌纤维内线粒体出现空洞（图版Ⅱ：4)。夜蛾类昆虫的迁飞一般发生于太阳落山后一段时间内。供试迁飞蛾捕获于5时左右，故推算蛾子已在空中飞行6～8 h，随气流迁飞达数百公里。飞翔肌内线粒体结构的破坏，则是飞行过程中能源代谢的结果。

3　讨论

适宜的飞翔肌结构是昆虫迁飞的基础。就棉铃虫飞翔肌的收缩系统而言，肌纤维粗细肌丝的比值为1：3，每根粗肌丝由6根细丝环绕成六角型。此种结构被认为有较强的收缩功能，仅存在于纤维肌以及具同步肌的飞翔能力较强的昆虫中，如弄蝶 *Achalarus lyciades*[6]，夜蛾 *Triphaena sp.*[7]，小地老虎[1]和粘虫 *Mythimna separata*[2]。而飞翔能力较弱的昆虫如天蚕蛾等粗细肌丝的比例大于1：3[3]。这种结构的差别导致收缩功能的变化，Pringle（1981）认为增加肌丝排列的有序性及降低粗、细肌丝比例和较高的肌肉收缩速度有关[8]。肌节长度和肌肉的收缩功能也有很大的关系。一般肌节越长，收缩速度越慢。如粘虫蛾的肌节长度为2.2～2.6 μm，翅振频率最大可达47次/s[9]，烟草天蛾的肌节长度为3～4 μm，翅振频率为25次/s[10]，而天蚕蛾的为4 μm，其翅振频率仅为5～6次/s[3]。肌肉收缩的力量是由肌动蛋白丝和肌球蛋白丝横桥相互作用产生的，随着肌节的延长，能和肌动蛋白相互作用的肌球蛋白的数量就会减少；肌节越长，重叠越少，肌肉收缩时产生的张力也越少[2]。此外，棉铃虫飞翔肌中线粒体和肌原纤维的比例接近1：1，和东亚飞蝗类似[11]，且飞翔肌中有发达的微气管和横管系统。这些都表明棉铃虫应属于飞翔能力较强的昆虫种类。

迁飞是昆虫适应不良环境的手段，是自然环境长期选择的结果。环境条件引起昆虫迁飞的机理有二种。第一种是由于某些环境因素的作用，影响昆虫幼期的发育过程导致

产生迁飞型昆虫，如蚜虫类和飞虱类；有些昆虫虽然无明显的翅型分化，但飞翔肌的结构则有显著的变化。第二种是成虫具有适宜飞翔的飞翔肌结构，其迁飞活动和幼期环境无关，而是成虫对其所处不良环境的行为反应，如大菜粉蝶的迁飞等。对不同幼期密度和食物质量下发育的棉铃虫成虫的吊飞已表明幼期不良环境并不导致棉铃虫蛾飞行能力的提高[12]。本试验中采自渤海海面的棉铃虫迁飞蛾的飞翔肌和实验种群亦无明显的区别，这些结果皆表明棉铃虫的迁飞是成虫逃避其所处不良环境的手段。成虫羽化后如遇因干旱、种群密度过高、食物匮乏等产生的不良环境，棉铃虫蛾将随气流迁飞，寻找新的栖息地。

参 考 文 献

1 王荫长，尤子平. 小地老虎飞翔肌的超微结构与飞行能力的研究. 昆虫学报，1986，**29**（3）：252～258

2 罗礼智，李光博. 粘虫蛾飞翔肌超微结构的研究. 昆虫学报，1996，**39**（2）：141～148

3 Carnevali M D C，Reger J F. Slow-acting flight muscles of saturniid moths. J. Ultrastruct. Res. 1982，**79**：241～249

4 吴孔明，郭予元. 我国棉铃虫迁飞的研究进展. 植物保护研究进展. 北京：中国科学技术出版社. 1995，408～414

5 Cotton G，Anstee J H. A structural and biochemical study on the effects of methoprene on flight muscle development in *Locusta migratoria* L.. J. Insect Physio. 1990，**36**：959～969

6 Reger J F，Cooper D P. A comparative study on the fine structure of the basalar muscle of the wing and the tibial extensor muscle of the leg of the lepidopteran *Achalarus lyciades*J. Cell Biol. 1967，33：531～542

7 Elder H Y. Muscle structure. In：Usherwood P N R ed. Insect Muscle. London：Academic Press，1975，1～74

8 Pringle J W S. The evolution of fibrillar muscle in insect. J. Exp. Biol. 1981，**94**：1～14

9 黄冠辉，侯无危. 粘虫蛾飞翔研究. I. 飞翔持续时间和振翅频率. 昆虫学报，1966，**15**（2）：96～104

10 Heinrich B. Temperature regulation of the sphinx moth *Manduca sexta*，I. Flight energetics and body temperature during free and tethered flight. J. Exp. Biol. 1971，**54**：141～152

11 郭 郛，陈永林，卢宝廉. 中国飞蝗生物学. 济南：山东科学技术出版社. 1991，375～382

12 吴孔明，郭予元. 营养和幼期密度对棉铃虫飞翔活动的影响. 昆虫学报，1997，**40**（1）：51～57

ULTRASTRUCTURE OF THE FLIGHT MUSCLE OF ADULT COTTON BOLLWORM，*HELICOVERPA ARMIGERA*（HÜBNER）

Wu Kongming　　Guo Yuyuan

(*Institute of Plant Protection*，*Chinese Academy of Agricultural Sciences*　*Beijing*　100094)

Abstract　Ultrastructure of the indirect flight muscle of cotton bollworm *Helicoverpa armigera*（Hübner）moth was investigated with electron microscope. The polygonal，

close-packed elliptical myofibrils consist of 400～800 myosin filaments. Thick and thin filaments form a hexagonal lattice with the thin filaments midway between the adjacent thick filaments with actin and myosin in 3∶1 ratio. The sarcomere length is about 2.0～3.5 μm and the mitochondria are estimated to be about 42.38%～48.57% of the fiber's total volume. The development of myofibril and mitochondria had fulfilled after emergence, while the development of T-tubules is relatively slow, and they mature after the third day of moth eclosion and occupy 3.31%～3.54%of the muscle volume in 5 day-old moth. No significant difference is found between flight muscle structures of experimental population and migratory moths collected on Bohai Sea where is about 80 Km away from the continent, but the mitochondria in migratory moth showed many cavities probably caused by energy exhaustion of flight.

Key words　*Helicoverpa armigera*, flight muscle, ultrastructure

图 版 说 明

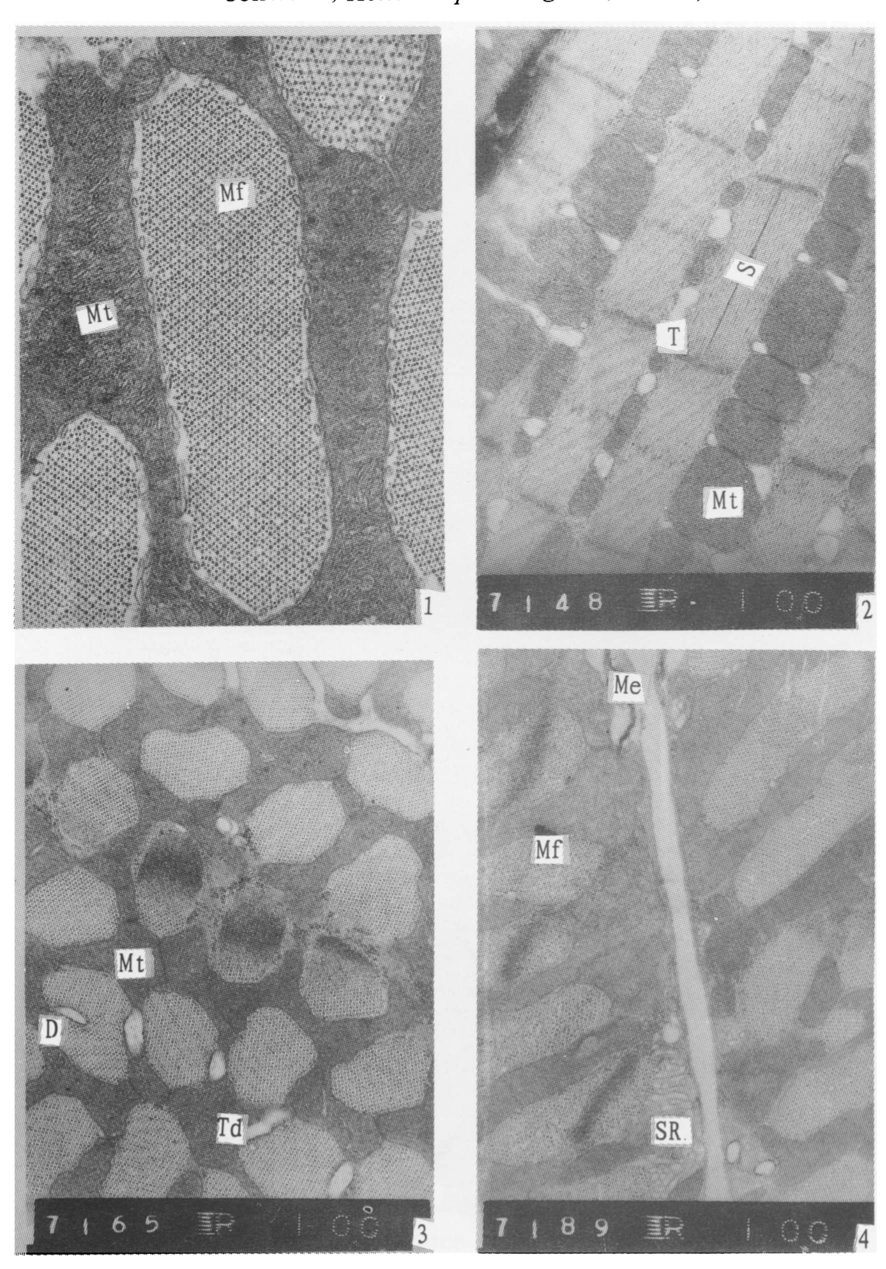
图 版 Ⅰ

1. 横切面，示肌丝的排列　×32 000
2. 纵切面，示肌节（S）、横管（T）、线粒体（Mt）、肌原纤维（Mf）的纵向排列　×12 000
3. 横切面，示二位体（D）及三位体（Td）×12 000
4. 横切面，示肌细胞膜（Me）和肌质网液泡（SR）×12 000

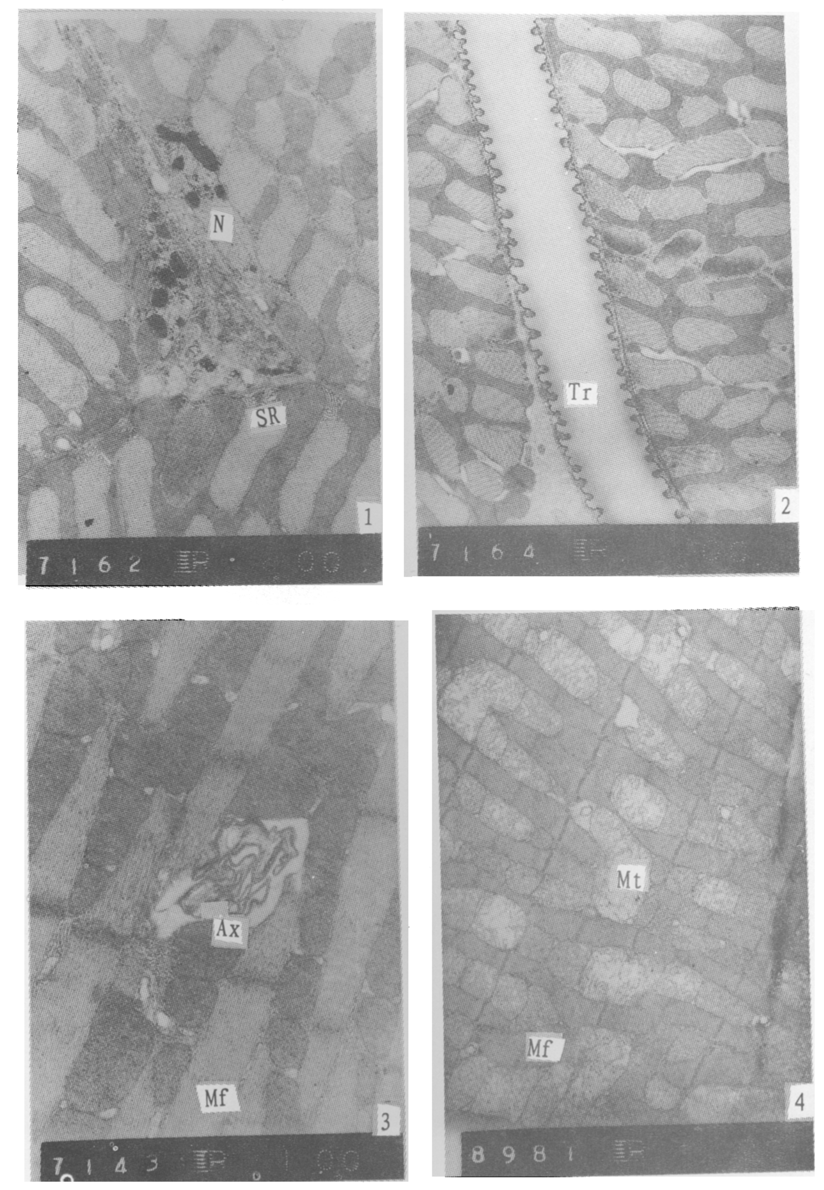
图 版 Ⅱ

1. 横切面，示细胞核（N）×12 000
2. 横切面，示肌细胞内的微气管（Tr）×6 000
3. 纵切面，示肌纤维内的神经轴突（Ax）×12 000
4. 纵切面，示海面捕获迁飞蛾子的飞翔肌基本结构　×6 000

图版 I
Plate I



图版说明见 83 页



图版说明见 **83** 页